Bemerkungen zur Larvalökologie des Segelfalters (*Iphiclides podalirius*), insbesondere zu regionalen Nahrungspflanzenpräferenzen und zum „Wackelgang“ älterer Raupen (Lepidoptera: Papilionidae)

Thomas Geier und Klaus Schurian

Dr. Thomas Geier, Kaiser-Wilhelm-Straße 17, 55543 Bad Kreuznach, Deutschland; thomas-a.geier@web.de
Dr. Klaus Schurian, Am Mannstein 13, 65779 Kelkheim-Fischbach, Deutschland; k.schurian@apollo-frankfurt.de

Zusammenfassung: Obwohl der Segelfalter hinsichtlich seiner Larvalökologie zu den am gründlichsten untersuchten Tagfalterarten zählt, verdienen einige Aspekte näher beleuchtet zu werden. In der vorliegenden Arbeit werden eigene Beobachtungen an Populationen des oberen Mittelrheintals und des unteren Nahetals im mittleren Westdeutschland vorgestellt und diskutiert. Hauptgegenstände sind dabei Beschaffenheit der Larvalhabitate, Eiablageverhalten und Raupennahrungspflanzen-Präferenzen sowie ausgewählte Aspekte des Verhaltens der Raupen. Der bisher wenig beachtete „Wackelgang“ älterer Segelfalter-Raupen wird mit ähnlichen Verhaltensweisen von Raupen anderer Tagfalterarten verglichen, und seine möglichen Bedeutungen als Mittel der Tarnung oder Bestandteil des Territorialverhaltens werden diskutiert.

Notes on larval ecology of the Scarce Swallowtail (*Iphiclides podalirius*), particularly on regional food plant preferences and on the rocking motion of older larvae (Lepidoptera: Papilionidae)

Abstract: Although the Scarce Swallowtail, with respect to its larval ecology, is among the most thoroughly studied butterfly species, some aspects merit further investigation. In the present publication we contribute and discuss our own observations made on populations of the upper Middle Rhine and the lower Nahe valley in central western Germany. Main topics are larval habitat structures, egg-laying behaviour and larval food plant preferences as well as selected aspects of larval behaviour. The previously neglected rocking motion of older larvae is compared with similar behavioural patterns in larvae of other butterfly species, and its possible roles as a means of camouflage or component of territorial behaviour are discussed.

Key words: Larval ecology, food plants, camouflage, territorial behaviour, rocking motion.

Einleitung

Die Raupen vieler Schmetterlingsarten sind durch Tarntrachten und spezielle Verhaltensweisen an ihren Lebensraum angepaßt und vor Prädatoren mehr oder weniger effektiv geschützt. Dadurch sind sie aber auch der menschlichen Beobachtung weniger zugänglich, als es für die Imagines gilt. Die Aufklärung der für die Habitatansprüche von Raupen wirksamen Faktoren ist daher oftmals erschwert. Selbst bei im allgemeinen gut erforschten Gruppen wie Tagfaltern und Widderchen ist der diesbezügliche Kenntnisstand vielfach lückenhaft. So liegen nach Fartmann & Hermann (2006) für 40 von den 203 Arten dieser Gruppen in Deutschland keine publizierten Freilanddaten zur Larvalökologie vor. Für 103 Arten gibt es nach diesen Autoren nur wenige solcher Daten, für weitere 54 Arten wird der Kenntnisstand als „mittel“ und für lediglich 7 Arten als „gut“ bewertet. Zu diesen 7 Arten wird auch der Segelfalter gezählt. Dennoch gibt es auch bei dieser Spezies noch wenig erforschte Aspekte und auch widersprüchliche Angaben, die zum Teil auf regionalen Unterschieden basieren. Eine sehr ausführliche Darstellung der Larvalökologie des Segelfalters mit Literaturübersicht geben Steiner et al. (2007); in leicht gekürzter Fassung auch bei Steiner & Hermann (2009) nachzulesen. Die dort vorgestellten umfangreichen Untersuchungsergebnisse wurden an einer württembergischen Segelfalterpopulation gewonnen. Im Folgenden sollen einige eigene Beobachtungen an Populationen des oberen Mittelrheintals und des unteren Nahetals vorgestellt und im Kontext publizierter Befunde diskutiert werden. Hauptaspekte sind dabei die Beschaffenheit der Larvalhabitate, Eiablageverhalten und Raupennahrungspflanzen-Präferenzen, Territorial- und Abwehrverhalten sowie Tarnung der Raupen. Des weiteren wird der bisher wenig beachtete „Wackelgang“ älterer Segelfalterraupen näher erörtert und mit ähnlichen Verhaltensweisen anderer Arten verglichen.

Larvalhabitat, Eiablageverhalten und Raupennahrungspflanzen-Präferenzen

Aufgrund des hohen Wärmebedürfnisses der Raupen sind die Larvalhabitate des Segelfalters in Deutschland auf mikroklimatisch stark begünstigte Nischenstandorte innerhalb der wärmeren Regionen beschränkt. Angesichts der starken Bindung an diese relativ kleinen und fragmentierten Lebensräume ist der Segelfalter durch dort stattfindende negative Veränderungen besonders gefährdet. Auch die Falter zeigen eine starke Bindung an die Larvalhabitate und werden außerhalb von diesen im wesentlichen nur an erhöhten Geländepunkten beim „Hilltopping“ angetroffen. Im Mittelrhein-Nahe-Gebiet liegen die Larvalhabitate und „Hilltopping“-Plätze meist nicht sehr weit voneinander entfernt, an manchen Standorten überlappen sie sich auch. So können am Rotenfels bei Bad Münster am Stein an der Nahe Eiablage und „Hilltopping“ an gleicher Stelle beobachtet werden. Obwohl die Falter große Strecken zurücklegen können, werden sie nur sehr selten weit entfernt von Larvalhabitaten und „Hilltopping“-Plätzen beobachtet. Im Mittelrhein-Nahe-Gebiet gelangen dem Erstautor unter insgesamt 293 Falter-Nachweisen nur 6 solche Beobachtungen, davon ein Teil in Ortslagen. Immerhin können durch weite Dispersionsflüge von Weibchen aber durchaus auch geeignete neue Habitate erschlossen werden, wie es zum Beispiel die Besiedlung rekultivierter Braun-

kohletagebaue in der Lausitz demonstriert (vergleiche Landeck et al. 2000, Reinhardt et al. 2007).

Zur Eiablage suchen die Weibchen in der Regel durch Trockenheitsstreß, Verbiß oder Rückschnitt niedrig wachsende Büsche beziehungsweise Stockausschläge der Raupennahrungspflanzen auf, welche in ganztägig besonnter, meist südexponierter Hanglage, vorzugsweise über offenem steinigem Boden, an Geröllhalden, Lesesteinhaufen oder vor Felsen beziehungsweise Mauern wachsen. Im Mittelrhein-Nahe-Gebiet finden sich solche Standorte in von Natur aus halboffenem, felsigem Gelände (Primärstandorte) und im Bereich aufgelassener Weinberge, hier vor allem an Wegrändern, Böschungen und alten Weinbergsmauern (Abb. 1–3). Halbtrocken- und Magerrasen spielen im Gebiet dagegen eine eher untergeordnete Rolle (vergleiche Kinkler 1991). Für das Management der nicht von Natur aus weitgehend offenen Habitate sind ein alternierendes Auf-den-Stock-Setzen der Nahrungspflanzen oder gelegentliche Schaf- und Ziegen-Beweidung in geringer Intensität von größter Bedeutung; großflächige Entfernung kann ebenso wie übermäßige Verbuschung und dadurch bedingte zunehmende Beschattung zum Erlöschen von Segelfalterpopulationen führen (vergleiche zum Beispiel Reinhardt et al. 2007, Steiner et al. 2007, 2009). Eine ausführliche Darstellung besonders für die rheinland-pfälzischen Segelfaltervorkommen relevanter Gefährdungsfaktoren sowie Maßnahmen zum Erhalt der Lebensräume findet sich bei Kinkler (1991).

Die Eier werden bevorzugt an Blätter von dicht über dem Boden befindlichen, aber der vollen Sonne ausgesetzten Zweigen abgelegt (Abb. 4, 5), nach unseren Beobachtungen in der Regel selten höher als 0,5–1,5 m über dem Boden. An Segelfalterstandorten im Moseltal wurden in 20–150 cm Höhe im Bereich solcher Zweige Temperaturmaxima zwischen 39 und 46°C gemessen (Kinkler 1991). Steiner et al. (2007) untersuchten an einem württembergischen Standort zusätzlich auch die Nachttemperaturen und stellten fest, daß auch diese über steinigem Boden höher als an anderen Standorten waren. Auch wenn solche Ergebnisse stark von der Meßmethodik abhängen dürften, unterstreichen sie das sehr hohe Wärmebedürfnis der Segelfalterraupen, das im Makroklima Deutschlands nur in den wärmeren Regionen und dort in der Regel auch nur im bodennahen Mikroklima geeigneter Standorte erfüllt werden kann. Lediglich bei sehr heißem Wetter kann es zu Eiablagen auch in größerer Höhe kommen. So beobachtete der Erstautor im Nahetal am sehr heißen 15. viii. 2012 bei >35°C eine Eiablage an einem Steinweichselbaum in über 3 m Höhe.

Zwar werden die Eier nach unseren Beobachtungen stets einzeln abgelegt, doch kann es an mikroklimatisch besonders begünstigten Standorten zu wiederholter Ablage an derselben Pflanze, ja sogar demselben Blatt kommen (Abb. 6, 7); gelegentliche paarweise Eiablage, wie sie in SBN (1987) erwähnt wird, konnten wir nicht direkt beobachten, können eine solche aber auch nicht ausschließen (vergleiche Abb. 6, 7 und Weyh 1981). An verschiedenen Standorten im Mittelrheintal beobachteten wir darüber hinaus, daß über mehrere Jahre stets jeweils ganz bestimmte Büsche an mikroklimatisch besonders begünstigten Stellen (vergleiche zum Beispiel Abb. 1, 2) für die Eiablage immer wieder bevorzugt wurden.

Die auffälligen, fast kugeligen Eier messen 1,2–1,3 mm im Durchmesser, sind frisch cremeweiß, später rostfarben und vor dem Schlupf der Raupe zunehmend schwarz verfärbend (Abb. 6–8). Sie sind optisch leicht zu finden und werden — möglicherweise auch daher — häufig von Parasitoiden befallen. Nach Shaw et al. (2009) sind Verluste durch Parasitoide beim Segelfalter überwiegend durch Eiparasitoide verursacht, die weniger leicht aufzufindenden Raupen und Puppen werden nach diesen Autoren vergleichsweise weniger befallen. Eiparasitoide hinterlassen meist weitgehend intakte Eischalen mit kleiner Ausschlupföffnung, während frisch geschlüpfte Raupen die Eischale bis auf den Boden verzehren (Abb. 7). Nach Steiner et al. (2007) werden die Eier auch von kleineren Wanzenarten angestochen und ausgesaugt (vergleiche Abb. 9).

Als Raupennahrungspflanzen werden vom Segelfalter Gehölze aus der Familie der Rosaceae genutzt, in Deutschland vor allem Schlehe (= Schwarzdorn, Schlehdorn, *Prunus spinosa* L.) und Steinweichsel (= Felsenkirsche, *Prunus mahaleb* L.), in der Regel nur sehr selten oder nur regional auch andere Arten der Gattungen *Amelanchier, Crataegus, Malus, Prunus, Pyrus* und *Sorbus* (Tab. 1, Anmerkung 1).

In der Literatur wird meist der Schlehe eine überragende Bedeutung als Raupennahrungspflanze zugesprochen. Entsprechende Aussagen werden zum Beispiel für Thüringen (Bergmann 1952; vergleiche aber auch Thust et al. 2006), Baden-Württemberg (Ebert & Rennwald 1991) und weite Teile Bayerns (Messlinger & Bolz 2013) gemacht, quantitative Angaben liegen aber kaum vor. So fanden Steiner & Hermann (2009) in den Jahren 1993–1995 in einer württembergischen Population 95% der Eier und Raupen an Schlehe, bei einer Gesamtzahl von ca. 1000(!) Funden. Neben Schlehe kommt dagegen in anderen Gebieten Steinweichsel eine ähnliche oder sogar größere Bedeutung als Raupennahrungspflanze zu. Zum Beispiel gibt Weidemann (1986) für die Rheinpfalz und das fränkische Maintal die Felsenkirsche (= Steinweichsel, *Prunus mahaleb*) als wichtige Raupennahrungspflanze an, ohne jedoch konkrete Zahlenverhältnisse zu nennen. In einer nordpfälzischen Segelfalterpopulation wurden nach Hasselbach & Schulte (2007) sogar mehr als 80% aller Raupen an dieser Pflanzenart gefunden, der Rest an Schlehe. Auch für das Gesamtgebiet von Rheinland-Pfalz, wo der Segelfalter an den xerothermen Hängen der Täler von Nahe, Mittelrhein und Mosel deutschlandweit seine wohl stärksten und stabilsten Populationen besitzt, stellte Kinkler (1991) anläßlich einer umfangreichen Erhebung anhand von insgesamt 872 Ei- und Raupen-

fundmeldungen fest, daß Steinweichsel mit rund 85% aller Funde eindeutig gegenüber Schlehe (rund 15%) bevorzugt wird. Bei dieser Erhebung wurden aber auch regionale Unterschiede deutlich. So wurden im Ahrtal, im Norden von Rheinland-Pfalz, 37 (64,9%) von insgesamt 57 gemeldeten Raupen an Schlehe gefunden. Nimmt man das Ahrtal aus der Erhebung heraus und betrachtet nur die 815 Funde an Mosel, Mittelrhein, Nahe und in der Nordpfalz, so erfolgten davon 87,9% an Steinweichsel. Kinkler (1991) weist zu Recht darauf hin, daß diesem Befund bei Biotoppflegemaßnahmen unbedingt Rechnung getragen werden muß.

Bei eigenen, sporadisch ab dem Jahr 1986 und mehr systematisch in den Jahren 2011–2013 durchgeführten Nachsuchen des Erstautors im hessischen Teil des Mittelrheintals zwischen Rüdesheim und Lorchhausen sowie an Standorten im Nahetal zwischen Bad Sobernheim und Bad Kreuznach ergab sich eine vergleichbar starke Präferenz für Steinweichsel gegenüber Schlehe. Von insgesamt 122 registrierten Eiern befanden sich 110 (90%) an Steinweichsel, 10 (8%) an Schlehe und 2 (2%) an Pflaume beziehungsweise Zwetschge (*P. domestica* agg.). Bei den Raupenfunden war das Verhältnis nahezu identisch: von insgesamt 147 Raupen saßen 133 (90 %) an Steinweichsel und nur 14 (10 %) an Schlehe. Bei der Interpretation dieser Zahlenverhältnisse (ebenso wie der obengenannten publizierten Daten) ist jedoch zu berücksichtigen, daß die Eiablage an Schlehe nach verschiedenen Autoren an die Blattunterseite erfolgen soll (zum Beispiel Bergmann 1952, Forster & Wohlfahrt 1955, Weidemann 1986, Détrée 2011).

Nach Weyh (1981), Ebert & Rennwald (1991) und unseren eigenen Beobachtungen findet die Eiablage aber durchaus auch häufig auf die Oberseite von Schlehenblättern statt. Bei Eiablage an Steinweichsel soll nach Weidemann (1986) überwiegend die Blattoberseite belegt werden, wir fanden bei dieser Pflanze aber häufig auch Eier an der Blattunterseite (vergleiche auch die Eiablagen in Abb. 4, 5). Abgesehen davon, daß Eier an Blattunterseiten leichter übersehen werden, sind Eier auf der Oberseite der größeren und glatten Blätter von Steinweichseln leichter zu finden als solche auf den mehr runzligen Oberseiten der vergleichsweise kleineren Blätter von Schlehen. Entsprechendes gilt noch mehr für die ab dem L_2-Stadium gut getarnten Raupen (Abb. 3, 11–14), die zwar stets auf der Blattoberseite sitzen, aber nach unseren Erfahrungen auf dem kleinblättrigeren und durch Licht- und Schattenspiel unübersichtlicheren Laub von Schlehe schwieriger zu entdecken sind als auf dem von Steinweichsel.

Beobachtungen von Weibchen bei der Eiablage könnten hier sicherlich objektivere Zahlen zur Nahrungspflanzen-Präferenz liefern, doch gelangen nur wenige, eher zufällige eigene Beobachtungen, die daher auch wenig Aussagekraft besitzen. Immerhin konnten bei insgesamt 14 Eiablagen 8 an Steinweichsel (zum Beispiel Abb. 4, 5) und 6 an Schlehe festgestellt werden. Hier sind weitere Beobachtungen erforderlich, um eine ausreichende Datengrundlage für gesicherte Aussagen zu erlangen. Zusammenfassend kann aber kaum in Frage gestellt werden, daß die Steinweichsel an Nahe, Mittelrhein und Mosel die weitaus wichtigste Raupennahrungspflanze für den Segelfalter darstellt. Um so erstaunlicher ist es, daß diese Pflanzenart in älteren (zum Beispiel Rebel 1910, Forster & Wohlfahrt 1955), aber auch neueren Standartwerken (zum Beispiel Feldmann et al. 1999) namentlich überhaupt nicht aufgeführt wird, dagegen aber für Deutschland und angrenzende Gebiete weit weniger wichtige Arten, die meist nur durch Einzelfunde als Raupennahrungspflanzen oder auch nur als Eiablagepflanzen belegt sind (Tab. 1, Anmerkung 1).

Von manchen Autoren wird die Schlehe als Sammelart (*Prunus spinosa* L. agg.) angesehen, die unter anderem den Schlehen-Schwarzdorn (= Schlehe im engeren Sinne, *P. spinosa* L. *s. str.*) und den höherwüchsigen, weniger dornigen Pflaumen-Schwarzdorn (*P.* × *fruticans* Weihe [= *P. spinosa* × *P. domestica*]) beinhaltet (Ehrendorfer 1973, Aichele & Schwegler 2000). Interessanterweise zeigt der Schlehen-Schwarzdorn (*P. spinosa* L. *s. str.*) nach Floraweb (2006) eine ausgeprägte Verbreitungslücke an Mosel, Mittelrhein und Nahe sowie in benachbarten Gebieten von Rheinland-Pfalz und Hessen. Aus derselben Quelle geht aber nicht hervor, durch welche Kleinart(en)/Subspezies die Schlehe in dieser Verbreitungslücke repräsentiert ist. Ob der subspezifische Kontext der Schlehen-Populationen dieser Gebiete möglicherweise auch eine Rolle für die dort zu beobachtende Präferenz des Segelfalters für Steinweichsel als Raupennahrungspflanze spielen könnte, ist deshalb völlig offen.

Als submediterranes Florenelement kommt die Steinweichsel ursprünglich nur in Teilen des Rheintals einschließlich Mosel und Nahetal sowie stellenweise im Donau- und Altmühltal häufiger vor, in anderen hinreichend warmen Regionen tritt sie dagegen nur verschleppt und meist selten auf (Senghas & Seybold 1996). So fanden zum Beispiel Steiner et al. (2007) im Gebiet der von ihnen untersuchten württembergischen Segelfalterpopulation nur drei Steinweichsel-Pflanzen. Die Seltenheit der Steinweichsel erklärt zwar ihre geringe Bedeutung als Raupennahrungspflanze in den meisten Gebieten Baden-Württembergs und Bayerns, aber nicht ihre überragende Bedeutung an Mittelrhein, Mosel und Nahe, wo sie gemeinsam mit der deutschlandweit verbreiteten und fast überall häufigen Schlehe vorkommt. Nach Ellenberg (1996) ist die Steinweichsel sowohl trockenheits- als auch wärmetoleranter als die Schlehe und dadurch an extrem xerothermen Standorten (vergleiche Abb. 1, 2) konkurrenzkräftiger als Schlehe, was ihre relative Häufigkeit in den genannten Gebieten erklärt, aber auch nicht ihre im Vergleich zur Schlehe größere Attraktivität als potentielle Eiablagepflanze.

Möglicherweise spielen hierbei Unterschiede bezüglich der Pflanzeninhaltsstoffe die entscheidende Rolle. So enthalten Steinweichseln zum Beispiel Cumarine, sekun-

däre Pflanzenstoffe, die für viele Insekten abschreckend und giftig sind, von Nahrungsspezialisten wie der Steinweichselgespinstmotte *Yponomeuta mahalebellus* (aber nicht nur dieser) toleriert werden, sondern ihnen selbst möglicherweise auch Schutz vor räuberischen Insekten gewähren (Fung & Herrebout 1987). Ob letzteres auch für Segelfalterraupen gelten könnte, muß zunächst offen bleiben, doch ist es in diesem Zusammenhang erwähnenswert, daß die Raupen der europäischen Verwandten des Segelfalters und zahlreicher außereuropäischer Arten der Unterfamilie Papilioninae auf Cumarine enthaltende Pflanzenarten, insbesondere der Familien der Umbelliferen (Apiaceae) und Citrusgewächse (Rutaceae), spezialisiert sind (vergleiche zum Beispiel Berenbaum 1983).

Einen Sonderfall unter den Raupennahrungspflanzen bildet die Späte Traubenkirsche (*Prunus serotina*), die in den seit etwa 1980 vom Segelfalter besiedelten ehemaligen Braunkohletagebauen der Lausitz in Südostbrandenburg und Ostsachsen als hauptsächliche Nahrungspflanze genutzt wird (Landeck et al. 2000, Reinhardt et al. 2007). Diese aus dem östlichen Nordamerika stammende Pflanzenart wurde im Rahmen von Rekultivierungsmaßnahmen in die stillgelegten Tagebaue eingebracht und hat sich in den Pioniergesellschaften früher und stärker als andere als potentiell in Frage kommende Nahrungspflanzen etabliert. Vom Segelfalter werden dort aber nur freistehende, zwergwüchsige Exemplare von *Prunus serotina* genutzt, wie sie an den trockensten und wärmsten Stellen vorkommen (Landeck et al. 2000). Das Beispiel demonstriert, daß Segelfalter hinsichtlich der Nahrungspflanzenart anpassungsfähig sind, wenn keine Alternativen zur Verfügung stehen, die Wuchsform der Pflanzen und die mikroklimatischen Rahmenbedingungen am Pflanzenstandort aber zusagend sind. Es muß allerdings offenbleiben, ob nicht auch hier Pflanzeninhaltsstoffe zumindest eine zusätzliche Rolle spielen. *Prunus serotina* enthält das cyanogene Glucosid Prunasin, welches als toxischer Stoff Resistenz gegenüber Schadinsekten gewährleistet (vergleiche zum Beispiel Patton et al. 1997), von Segelfalterraupen aber ebenso wie solchen des nordamerikanischen *Papilio glaucus* offenbar toleriert wird und den Raupen möglicherweise Schutz vor Prädatoren verleiht. Die Besiedlung der ehemaligen Tagebaue in der Lausitz zeigt auch, daß weibliche Segelfalter große Strecken zurücklegen und so völlig neue Biotope erschließen können (Landeck et al. 2000, Reinhardt et al. 2007).

Territorial- und Abwehrverhalten sowie Tarnung der Raupen

Segelfalterraupen leben strikt solitär und zeigen ein ausgeprägtes Territorialverhalten. Nach dem Schlupf aus dem Ei legen sie ein Sitzpolster aus Seide auf ihrem Ruheblatt an und versehen die Wege zu ihren Fraßstellen ebenfalls mit einer Seidenspur. Die Raupen sind in der Lage, ihren eigenen Seidenfaden von solchen ihrer Artgenossen anhand des Duftes eines individuellen Spurmarkierungsstoffes zu unterscheiden (Weyh & Maschwitz 1982). Bei ihren von Häutung zu Häutung zunehmend weiteren Wanderungen zwischen Sitzplatz und Fraßstellen verfolgen sie bevorzugt ihre eigenen Seidenfäden und vermeiden dadurch weitgehend Kontakte mit Artgenossen. Kommt es dennoch zu solchen Begegnungen, liefern sich die Raupen regelrechte Revierkämpfe, wobei nach Weyh (1981) kleinere Raupen gelegentlich tödliche Bißverletzungen erleiden oder eingesponnen werden können, wie auch wir es unter Zuchtbedingungen feststellen konnten, wenn Raupen auf demselben Zweig gehalten wurden.

Unter Freilandbedingungen dürften solche Verluste wohl nur eine geringe Rolle spielen, starker Überbesatz einzelner Pflanzen scheint jedoch generell von Nachteil zu sein, wie es eigene Beobachtungen an einem Fundort im Nahetal vermuten lassen. Hier fanden sich am 12. viii. 2013 an einem kleinen, isoliert stehenden Steinweichselbusch (Stockausschlag) von ca. 0,5 m Höhe und ebensolchem Durchmesser 11 Raupen im L_1-Stadium und 7 Eier. An größeren Büschen in der Nachbarschaft befanden sich dagegen nur einzelne Eier und L_1-Raupen. Bei weiteren Begehungen konnten an dem obengenannten Stockausschlag immer weniger und nach drei Wochen gar keine Raupen mehr gefunden werden. Auch Fraßspuren, wie sie für größere Raupen typisch sind, waren nicht vorhanden. Zur gleichen Zeit konnten an den Büschen der Umgebung noch jeweils einzelne Raupen im L_4- und L_5-Stadium nachgewiesen werden. Eine erfolgreiche Abwanderung der Raupen auf benachbarte Büsche (Mindestabstand ca. 15 m) erscheint angesichts der allgemein zu beobachtenden Ortstreue von Segelfalterraupen ausgeschlossen. Ob Revierkämpfe unter den noch jungen Raupen für ihr Verschwinden verantwortlich waren, oder ob durch den Überbesatz das Aufspüren der Raupen durch Parasitoide oder Prädatoren (zum Beispiel Vögel oder Raubwanzen) erleichtert wurde, muß offen bleiben. Steiner & Hermann (2007) sowie Steiner et al. (2009) geben zwei Tachiniden-Arten als nachgewiesene Raupenparasitoide an sowie einige Prädatoren, die den Raupen und Puppen nachstellen.

Segelfalterraupen sind am leichtesten im L_1-Stadium zu finden. Sie sind in diesem Stadium schwarz mit zwei hellen Rückenflecken und erinnern so an einen Spritzer Vogelkot (Vogelkotmimese; Abb. 7, 10). Ab dem L_2-Stadium sind sie grün mit einer perfekt an die Nervatur der Blätter der Nahrungspflanzen angepaßten Linienzeichnung (Phytomimese; Abb. 3, 11–14). Sie sind dann am ehesten anhand des Seidenpolsters an ihren Sitzplätzen und gegebenenfalls durch ihre Fraßspuren aufzufinden (Abb. 13). Nach Détrée (2011) richten sich an Schlehe lebende Raupen ab dem L_4-Stadium ihre Sitzplätze nicht länger auf Blättern, sondern auf Zweigen ein. Bei auf Steinweichseln lebenden Raupen der letzten beiden Stadien fanden wir diese sowohl auf Zweigen (Abb. 3, 14) als auch auf Blättern (Abb. 12, 15) ruhend. Ältere Raupen legen zum Teil erhebliche Entfernungen auf den Zweigen zwischen ihren jeweiligen Sitzblät-

tern und den Fraßstellen zurück. Sie vergrößern dabei ständig ihr durch Seidenfäden markiertes Territorium, gelegentlich auch, indem sie den markierten Zweig verlassen und den Zwischenraum zu hinreichend nahen Nachbarzweigen überbrücken, wie wir es bei L_5-Raupen beobachten konnten. Im L_5-Stadium bilden die Raupen mehr oder weniger deutliche rostbraune Rückenflecken aus (vergleiche Wenzel 1952, Détrée 2011). Nach unseren Beobachtungen können diese Flecken auch ganz fehlen (Abb. 3), während sie insbesondere bei den Nachkommen der 2. Generation („Herbstraupen“) oft deutlicher ausgeprägt sind und den in dieser Jahreszeit verstärkt auftretenden nekrotischen Stellen an den Blättern der Nahrungspflanzen täuschend ähnlich sehen (Abb. 14). Am Ende des L_5-Stadiums, kurz vor der Verpuppung, verfärben sich die Raupen, die braune Latenzpuppen ergeben, gelb und ähneln dann einem welken Blatt (Abb. 17). Raupen, die sich zu grünen Subitanpuppen entwickeln, bleiben bis zuletzt grün (Abb. 18).

Die meiste Zeit über verbringen die Raupen regungslos mit mehr oder weniger aufgerichtetem Vorderkörper und leicht eingezogenem Kopf auf dem Seidenpolster an ihrem Sitzplatz (Abb. 3, 10, 11, 13; vergleiche Détrée 2011). Bei Störung durch Erschütterung des Zweiges oder leichte Berührung richten sie den Vorderkörper noch weiter auf und nehmen eine sphinxartige Haltung ein (Abb. 12). Nur durch wiederholte Störungen konnten wir ruhende Raupen dazu bewegen, ihren Sitzplatz zu verlassen. Werden sie beim Herumlaufen gestört, halten sie sofort inne und nehmen die oben erwähnte „Sphinx“-Haltung ein. Ebenso wie von Détrée (2011) beschrieben, konnten auch wir nur selten und nur durch extreme Störungen Raupen zum Ausstülpen des Osmateriums (der „Nackengabel“) veranlassen, wobei dieses dann innerhalb weniger Sekunden wieder eingestülpt wurde (Abb. 15, 16). Allerdings gibt es einzelne Raupen, die auch bei leichter Störung und dann wiederholt zum Ausstülpen des Osmateriums neigen. Berührungen im Bereich des Kopfes und der angrenzenden vorderen Körpersegmente bewirkten diese Reaktion nicht. Am ehesten wirksam erwies sich Berühren der hinteren Körperhälfte und dies besonders bei frisch gehäuteten Raupen (Abb. 15). Die von den Drüsenzellen des Osmateriums ausgeschiedenen Duftstoffe sollen Prädatoren abwehren. Nach Beobachtungen von Steiner et al. (2007) erwies sich das Ausstülpen des Osmateriums aber als nicht besonders wirksam in dieser Hinsicht.

Der „Wackelgang“ älterer Raupen — Phytomimese oder Territorialverhalten?

Segelfalterraupen können viele Stunden regungslos verharren, bevor sie sich von ihrem Sitzplatz entfernen, um zu fressen. Ältere Raupen zeigen dabei eine sehr eigentümliche Gangart: Sie schaukeln bei der Fortbewegung nach rechts und nach links, aber auch vor und zurück, weshalb wir ihre Fortbewegung als „Wackelgang“ (Englisch: rocking motion) bezeichnen wollen.

Dieses Wackeln ist so auffällig, daß es sicher niemandem, der die Art einmal gezüchtet oder die Raupe eingehender im Freiland beobachtet hat, entgangen sein kann. Ein Blick in die einschlägige Literatur zeigt jedoch, daß diese Art der Fortbewegung bisher kaum beschrieben wurde. So sucht man nach diesem Verhalten vergeblich zum Beispiel bei Rebel (1910), Forster & Wohlfahrt (1955), Friedrich (1975), Weidemann (1982), SBN (1987), Kinkler (1991), Ebert & Rennwald (1991), Reinhardt et al. (2007), Hasselbach & Schulte (2007) sowie Messlinger & Bolz (2013), und auch Weyh (1981) erwähnt dieses Verhalten nicht. Bei Tolman & Lewington (1997) findet sich die folgende Beschreibung: „When crawling, the larva sways gently backwards and forwards: the reason for this curious behaviour is not clear — possibly it confuses predators: other well camouflaged but very different animals, such as the chameleon and some mantid species, move in a similar fashion.“ Den „Wackelgang“ erwähnen auch Steiner et al. (2007); in der Literaturübersicht ihrer Publikation heißt es unter Bezugnahme auf eine unveröffentlichte Arbeit von Seufert (1992): „Die Bewegung ist dabei ruckartig schaukelnd und erinnert an ein Chamäleon, was der Tarnung (Nachahmung ‚eines vom Wind bewegten Blattes‘) dienen dürfte.“ Eine ähnliche Beschreibung liefert Détrée (2011) anhand eigener Freilandbeobachtungen. Auch er stellt die Ähnlichkeit „wackelnder“ Raupen mit im Wind zitternden Blättern heraus: „À partir du stade L_3, lorsque les chenilles se déplacent ..., elles oscillant légèrement tout en progressant, imprimant à l’ensemble de leur corps un mouvement de balancement évoquant le frémissement des feuilles dans le vent.“ Ein unkommentiertes Video, das den „Wackelgang“ einer Segelfalterraupe zeigt, kann im Internet auf der Website von „UK Butterflies“ (Anonymus 2013) eingesehen werden. Bei genauer Betrachtung erkennt man, daß sich die Raupe sich nicht nur ruckartig vorwärts bewegt, sondern gleichzeitig mit ihrem Vorderkörper in seitlicher Richtung hin und her wackelt. Nach Détrée (2011) tritt der „Wackelgang“ ab dem L_3-Stadium auf (vergleiche oben), wir beobachteten dieses Verhalten vor allem bei L_5-Raupen.

Wenzel (1952) beschreibt zwar den „Wackelgang“ selbst nicht, beobachtete aber, daß ruhende Segelfalterraupen auf Bewegungen der Blätter durch Windstöße reagieren, indem sie beginnen, „taktmäßig hin- und herzuschlagen“. Er schreibt weiter: „Dieses Hin- und Herschlagen hält so lange an, bis der Windstoß sich gelegt hat, manchmal auch noch Sekunden darüber hinaus.“ Uns gelang es nicht, vergleichbare Beobachtungen bei windigem Wetter zu machen. Auch unsere Versuche, ein solches Verhalten durch leichtes Schütteln von mit Raupen besetzten Zweigen im Freiland auszulösen, waren erfolglos. Der Zweitautor konnte jedoch unter Zuchtbedingungen die interessante Beobachtung machen, daß „wackelnde“ Raupen auf dem selben Zweig sitzende Artgenossen ebenfalls zum „Wackeln“ anregen können: Wenn eine Raupe beginnt, sich zu bewegen, schaukelt das Ästchen, auf dem sie sitzt, ebenfalls mit; sogar

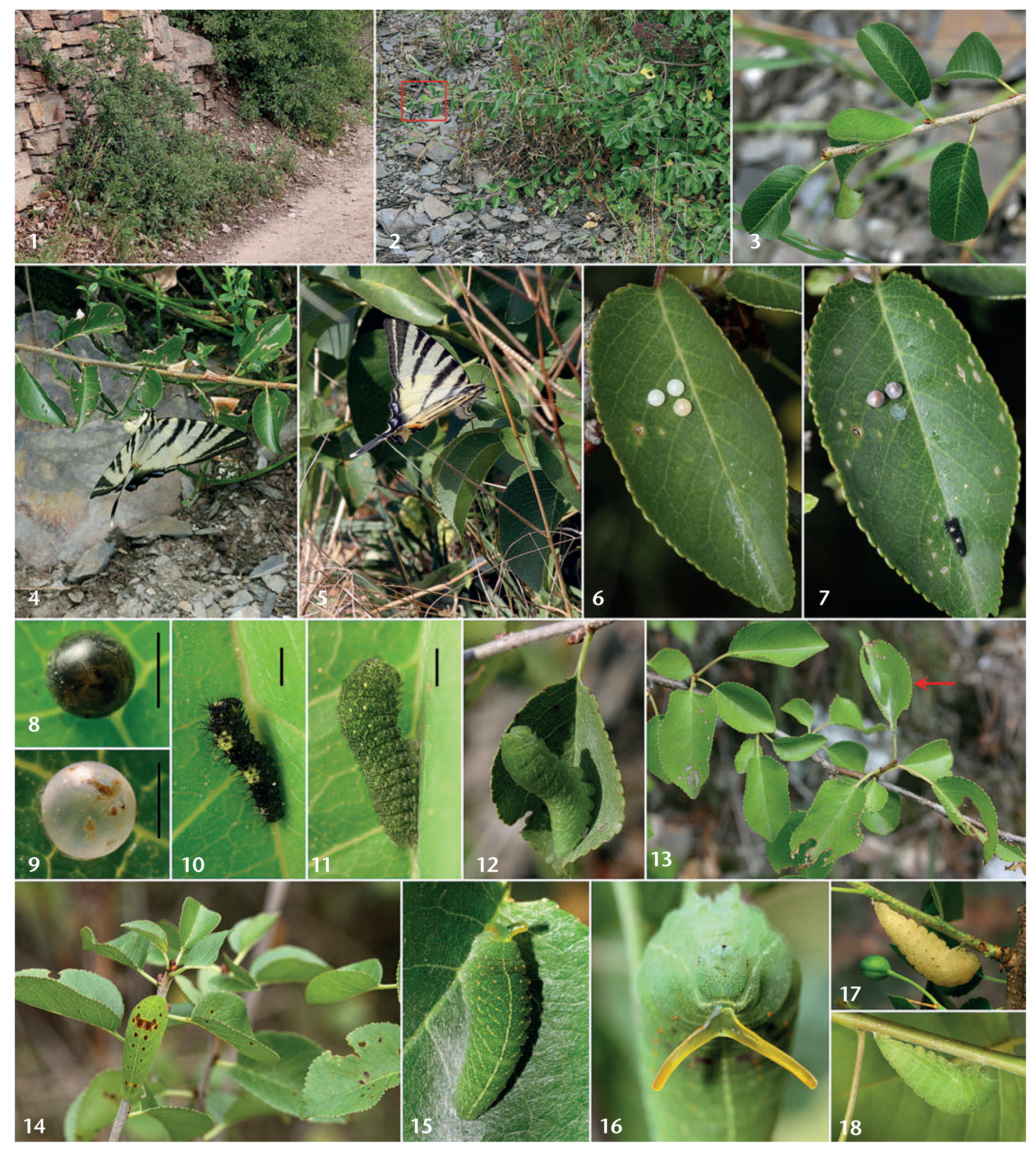


Abb. 1, 2: Typische Larvalhabitate des Segelfalters im oberen Mittelrheintal: stark besonnte Wegränder mit kleinwüchsigen Exemplaren der Raupennahrungspflanzen im Bereich süd- und südwestexponierter Trockenhänge und Weinbergsbrachen. **Abb. 1:** Krüppelschlehe (links) und Steinweichsel (rechts) vor Trockenmauer beziehungsweise über Gesteinsschutt (Taunusquarzit) an einem Standort bei Assmannshausen. **Abb. 2:** Teil eines Steinweichselbusches (Stockausschlag) über Gesteinsschutt (Hunsrückschiefer) an einem Standort bei Lorchhausen, Mittelrhein (= LH). **Abb. 3:** L_5-Raupe an der in Abb. 2 rot eingerahmten Zweigspitze (18. viii. 2007). — **Abb. 4:** Eiablage (Blattunterseite) an einem dicht über Gesteinsschutt (Hunsrückschiefer) wachsenden Zweig einer Steinweichsel; LH, 26. vii. 2009. **Abb. 5:** Eiablage (Blattunterseite) an einem unteren Zweig von Steinweichsel in einem Halbtrockenrasenbiotop; Traisen, Nahe (= TN), 15. viii. 2012. **Abb. 6:** Drei Eier auf der Oberseite eines Steinweichselblattes, die beiden cremeweißen Eier frisch abgelegt; TN, 27. v. 2013. **Abb. 7:** Das in Abb. 6 gezeigte Blatt 15 Tage später (Entwicklung durch kühle Witterung verzögert): Aus dem ältesten Ei ist die Raupe geschlüpft und hat die Eischale bis auf den Boden verzehrt. TN, 11. vi. 2013. **Abb. 8:** Schwärzlich verfärbtes Ei unmittelbar vor dem Schlupf der Raupe; Maßstab: 1 mm; LH, 5. v. 2007. **Abb. 9:** Leeres, vermutlich von einer Wanze angestochenes und ausgesaugtes Ei; Maßstab: 1 mm; LH, 19. viii. 2007. **Abb. 10:** L_1-Raupe; Maßstab: 1 mm; LH, 1. v. 2007. **Abb. 11:** Die in Abb. 10 gezeigte Raupe kurz nach der Häutung zur L_2; Maßstab: 1 mm; LH, 4. v. 2007. **Abb. 12:** L_4-Raupe in „Sphinxhaltung" nach Störung; LH, 8. ix. 2009. **Abb. 13:** L_3-Raupe in typischer Ruhehaltung auf Seidenpolster (roter Pfeil) sowie von jüngeren Raupenstadien erzeugte typische Fraßspuren mit nekrotisch veränderten Rändern; LH, 18. vii. 2004. **Abb. 14:** L_5-Raupe mit ausgeprägter rostbrauner Fleckenzeichnung am Rücken; TN, 9. ix. 2013. **Abb. 15:** Frisch zur L_5 gehäutete Raupe mit halb ausgestülptem Osmaterium; LH, 16. v. 2007. **Abb. 16:** Detail einer ausgewachsenen L_5 mit maximal ausgestülptem Osmaterium. **Abb. 17:** Sich zu einer braunen Latenzpuppe entwickelnde, angesponnene L_5-Raupe; LH, 24. v. 2007. **Abb. 18:** Sich zu einer grünen Subitanpuppe entwickelnde, angesponnene L_5-Raupe; LH, 7. vi. 2005.

Tabelle 1: Wichtigste Raupennahrungspflanzen des Segelfalters (*Iphiclides podalirius* L.) in Deutschland, alphabetisch nach wissenschaftlichen Pflanzennamen geordnet. Angaben nach ausgewählten Quellen. — Anmerkungen: [1] Weitere Pflanzenarten, an denen in Deutschland nach den genannten Quellen nur einmal bis wenige Male Eier und/oder Raupen des Segelfalters gefunden wurden, sind: *Amelanchier ovalis* Med., Echte Felsenbirne. *Crataegus laevigata* (Poir.) DC., Zweigriffeliger Weißdorn. *Crataegus* sp., „Weißdorn". *Crataegus* × *macrocarpa* Heg., Großfrüchtiger Weißdorn. *Malus* sp. (cf. *communis* Borkh.), „Apfel". *Prunus avium* L., Süßkirsche. *Prunus cerasus* L. agg., Sauerkirsche. *Prunus domestica* L. agg., „Pflaume, Zwetschge" etc. *Prunus domestica* L. ssp. *insititia* (L.) C. K. Schneid., Pflaume, Haferpflaume. *Prunus persica* (L.) Batsch, Pfirsich. *Prunus* sp., „Kirsche". *Pyrus pyraster* (L.) Burgsd., Wildbirne. *Pyrus* sp. (cf. *communis* L.), „Birne". *Sorbus aucuparia* L., Eberesche. — [2] In den mit * bezeichneten Publikationen zitierte Originalquellen hier nicht separat aufgeführt.

Pflanzenart[1]	Bundesland, ggf. Region	Quelle[2]	Bemerkungen
***Prunus domestica* L., Zwetschge**	Baden-Württemberg	Ebert & Rennwald (1991*); Steiner et al. (2007)	mehrere Nachweise
***Prunus mahaleb* L., Steinweichsel, Felsenkirsche**	Baden-Württemberg	Ebert & Rennwald (1991*); Steiner et al. (2007)	Einzelnachweise (1 Raupe; 3 Eier)
	Bayern: Mainfranken	Weidemann (1995); Messlinger & Bolz (2013*)	mehrere Nachweise
	Hessen: Rheingau	Geier (1995)	wichtigste Raupennahrungspflanze
	Rheinland-Pfalz, gesamtes Bundesland	Kinkler (1991)	84,6% der Ei- und Raupenfunde an dieser Pflanzenart
	Rheinland-Pfalz: Ahrtal	Kinkler (1991)	35,1% der Ei- und Raupenfunde an dieser Pflanzenart
	Rheinland-Pfalz: Nordpfalz	Hasselbach & Schulte (2007)	> 80% der Raupenfunde an dieser Pflanzenart
	Sachsen: Elbtal	Reinhardt et al. (2007)	Neben Schlehe wichtigste Raupennahrungspflanze
	Thüringen	Thust et al. (2006)	„vorwiegend an Krüppelschlehen und Felsenkirschen"
***Prunus serotina* Ehrh., Späte Traubenkirsche**	Brandenburg, Sachsen: Lausitz	Landeck et al. (2000); Reinhardt et al. (2007*)	In ehem. Braunkohle-Tagebauen „vorwiegend" an dieser Pflanzenart
***Prunus spinosa* L. agg. Schlehe**	Baden-Württemberg	Ebert & Rennwald (1991*)	Eiablage erfolgt „ganz überwiegend" an diese Pflanzenart
	Bayern	Messlinger & Bolz (2013*)	„eindeutig ... wichtigste Raupennahrungspflanze"
	Rheinland-Pfalz, gesamtes Bundesland	Kinkler (1991)	15,1% der Ei- und Raupenfunde an dieser Pflanzenart
	Rheinland-Pfalz: Ahrtal	Kinkler (1991)	64,9% der Ei- und Raupenfunde an dieser Pflanzenart
	Rheinland-Pfalz: Nordpfalz	Hasselbach & Schulte (2007)	< 20% der Raupenfunde an dieser Pflanzenart
	Nordrhein-Westfalen: Ostwestfalen-Lippe	Pähler & Dudler (2010*)	„mehrfach"
	Sachsen: Elbtal	Reinhardt et al. (2007*)	Neben Steinweichsel wichtigste Raupennahrungspflanze
	Thüringen	Bergmann (1952*)	„hauptsächlich an Schlehe"
		Thust et al. (2006)	„vorwiegend an Krüppelschlehen und Felsenkirschen"

größere Zweige können durch ältere Segelfalterraupen zum Schwingen gebracht werden. Sitzen andere Raupen auf demselben Ast, so werden sie durch das Schaukeln angeregt, sich ebenfalls zu bewegen, und beginnen mit dem „Wackelgang". Auch während des Fressens — die Tiere fressen sehr hastig — wird der Körper der Raupe dauernd hin und her bewegt. Ja, sogar bei der Kotabgabe beginnt die Raupe zuerst zu wackeln, um dann den Kotballen abzusetzen.

Raupen der beiden Schillerfalterarten *Apatura iris* L. und *A. ilia* Den. & Schiff. sowie des Erdbeerbaumfalters *Charaxes jasius* L. (Nymphalidae: Apaturinae beziehungsweise Charaxinae) zeigen hinsichtlich ihres Verhaltens einige Ähnlichkeit mit Segelfalterraupen: Sie leben ebenfalls solitär, legen Sitzpolster und Spuren aus Raupenseide zu den Fraßstellen an, sind durch Phytomimese nur schwer auf den Blättern ihrer Nahrungspflanzen auszumachen und zeigen Territorialverhalten. Darüber hinaus konnten wir bei älteren Raupen dieser Arten eine dem „Wackelgang" der Segelfalterraupe ähnliche ruckartige Fortbewegung feststellen. Diese Beobachtung wurde uns von Weyh (pers. Mitt.) für Schillerfalter- und Erdbeerbaumfalterraupen und für letztere auch von Bartsch (pers. Mitt.) bestätigt. Obwohl auch bei diesen Arten der ruckartige Gang der Raupen ein auffälliges und eigentlich nicht zu übersehendes Verhalten darstellt, konnten wir in der Literatur keine Angaben dazu finden, auch nicht in Arbeiten, die die Lebensweise und das Verhalten der Raupen eingehender schildern, so beispielsweise Friedrich (1977) in seiner Monographie über Schillerfalter. Ebenso erwähnten Sanetra & Peuker (1993) in ihrer sehr ausführlichen Beschreibung einer Zucht des Erdbeerbaumfalters das Territorialverhalten und den auffällig ruckartigen Gang der Raupen erstaunlicherweise nicht.

Bei einer Zimmerzucht des Erdbeerbaumfalters an einem eingetopften, ca. 120 cm hohen, reich verzweigten Erdbeerbaum (*Arbutus unedo* L., Ericaceae), der mit 6 älteren Raupen besetzt worden war, konnte der Erstautor das Verhalten der Raupen näher beobachten. Tagsüber ruhten die Raupen die meiste Zeit auf ihren Sitzblättern. In der Regel erst gegen Abend begannen sie, von ihren jeweiligen Sitzblättern zu ihren Fraßstellen zu wandern, die sich teilweise an der gegenüberliegenden

Seite der Pflanze befanden. Die Raupen wurden dabei nicht gleichzeitig aktiv. Erst nachdem sich eine Raupe in Bewegung gesetzt und durch ihren ruckartigen Gang die Zweige entlang ihres Weges in Schwingung versetzt hatte, begannen auch andere Raupen, offenbar durch die Schwingungen veranlaßt, sich ebenfalls in Bewegung zu setzen — eine deutliche Parallele zu unseren Beobachtungen an Segelfalterraupen. Begegneten sich zwei Raupen auf ihrer Wanderung, kam es zwar zu recht heftigen, aber kurzen „Gerangeln", sichtbare Verletzungen fügten sich die Kontrahenten dabei nicht zu.

Ein Erklärungsansatz für die Bedeutung des „Wackelgangs" von Raupen könnte das Vortäuschen eines vom Wind bewegten Blattes sein (vergleiche Seufert 1992, zitiert nach Steiner et. al. 2007; Détrée 2011), das besseren Schutz vor Prädatoren gewähren könnte, die ihre Beute primär mit dem Gesichtssinn aufspüren, wie zum Beispiel Vögel. Nach dieser Deutung ließe sich der „Wackelgang" als eine Komponente der Phytomimese (= Tarnung durch Imitation von Pflanzenteilen) klassifizieren. Eine hohe Schutzwirkung sollte bei dieser Deutung aber nur dann gegeben sein, wenn die Raupen von etwa gleicher Größe wie die Blätter ihrer Nahrungspflanzen sind und letztere leicht vom Wind bewegt werden können. Für ältere Segelfalterraupen trifft dies zu (vergleiche zum Beispiel Abb. 3, 14), für Schillerfalterraupen auf ihren relativ großblättrigen Nahrungspflanzen und für Erdbeerbaumfalterraupen auf den wenig beweglichen, hartlaubigen Blättern ihrer Nahrungspflanze nur bedingt. Welche konkrete Wirkung das „Wackeln" auf die optische Wahrnehmung durch Prädatoren hat, läßt sich nicht sagen; für den menschlichen Gesichtssinn sind „wackelnde" Raupen aber nach unserem Eindruck nicht schwieriger, sondern eher leichter aufzuspüren als ruhende. Insofern erscheint es fraglich, ob der sicherlich nicht unerhebliche Energieaufwand der mit dem „Wackeln" verbunden ist, in einem ökonomischen Verhältnis zum Nutzen steht, wenn man eine Täuschungswirkung auf potentielle optisch orientierte Prädatoren unterstellt.

Unsere Beobachtung, daß von „wackelnden" Raupen ausgelöste Schwingungen der Zweige andere Artgenossen offenbar anregen können, ebenfalls zu „wackeln", spricht für eine alternative Deutung dieses Verhaltens: Es könnte sich um eine Komponente des Territorialverhaltens handeln, indem die Raupen durch das „Wackeln" ihre Anwesenheit „mitteilen", um konfliktträchtige und damit Streß verursachende Begegnungen während der letzten und wichtigsten Phase des Fressens zu minimieren. Für diese Deutung spricht auch, daß der Aktionsradius der Raupen in dieser Phase besonders groß ist, die Raupen sich weniger strikt an ihre markierten Spuren halten und damit auch das Risiko solcher Begegnungen grundsätzlich größer ist. Indirekte Unterstützung erfährt diese Hypothese auch durch Befunde, wonach solitär lebende Raupen anderer Schmetterlingsfamilien ihr Territorium mittels akustischen beziehungsweise Vibrationssignalen verteidigen, die sie durch „Knirschen" oder „Knacken" mit den Mandibeln erzeugen (Drepanidae: Yack et al. 2001, Bowen et al. 2008, Scott & Yack 2012, Scott et al. 2010; Gracillariidae: Fletcher et al. 2006). Zwar ist das „Mandibelknirschen" nicht direkt mit dem „Wackelgang" vergleichbar, doch dürften beide Verhaltensweisen nicht unerheblichen Energieaufwand erfordern, womit die generelle Bedeutung der Revierverteidigung bei solitär lebenden Raupen unterstrichen wird.

Zusammenfassend legen unsere Beobachtungen zum „Wackelgang" älterer Raupen des Segelfalters die Deutung nahe, daß es sich hierbei primär um eine Komponente des Territorialverhaltens handeln könnte, mittels derer Raupen ihre Anwesenheit gegenüber Artgenossen signalisieren und damit Revierkonflikte minimieren. Daß der „Wackelgang" als ein Bestandteil der Phytomimese („Vortäuschen eines vom Wind bewegten Blattes") besseren Schutz vor Prädatoren gewähren könnte, läßt sich nicht ausschließen, halten wir aber nach unseren Beobachtungen zumindest nicht für die primäre Funktion dieses Verhaltens. Dem hier vorgestellten alternativen Erklärungsansatz zur Bedeutung des „Wackelgangs", auch der Raupen von *Apatura iris* und *A. ilia* sowie von *Charaxes jasius*, liegen bisher nur wenige Beobachtungen zugrunde. Für eine Bestätigung oder Widerlegung der von uns vorgeschlagenen Deutung und generell zum besseren Verständnis dieses interessanten Verhaltens sollten weitere Beobachtungen, auch an Raupen anderer Arten, angestellt werden.

Dank

Unser Dank gilt Rolf E. Weyh, Freigericht-Altenmittlau, für die Mitteilung eigener unveröffentlichter Beobachtungen an Segelfalterraupen sowie wertvollen Hinweisen zum Verhalten von Raupen anderer Arten. Werner Bartsch, Steinbach/Ts., teilte uns dankenswerterweise seine Beobachtungen an Raupen von *Charaxes jasius* mit. Danken möchten wir auch Ralf Bolz, Ullstadt, für wertvolle Hinweise und Diskussionen.

Literatur

Aichele, D., & Schwegler, H.-W. (2000): Die Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. **2.** — Stuttgart (Franckh-Kosmos), 544 S.

Anonymus (2013): [Unkommentiertes Video, den „Wackelgang" der Segelfalterraupe zeigend]. — URL: www. ukbutterflies. co. uk / video. php? id= s9wQJHhyEgY (zuletzt besucht: 12. xi. 2013).

Berenbaum, M. (1983): Coumarins and caterpillars: A case for coevolution. — Evolution, Hoboken, **37** (1): 163–179.

Bergmann, A. (1952): Die Großschmetterlinge Mitteldeutschlands, Band **2:** Tagfalter. — Jena (Urania), xii + 495 S.

Bowen, J. L., Mahony, S. J., Mason, A. C., & Yack, J. E. (2008): Vibration-mediated territoriality in the warty birch caterpillar *Drepana bilineata*. — Physiological Entomology, London, Oxford, **33** (3): 238–250.

Détrée, J. (2011): Observation du flambé (*Iphiclides podalirius* L., 1758) dans le Val-de-Marne et suivi du développement de l'espèce *in situ*. (Lepidoptera Papilionidae Papilioninae). — Alexanor, Paris, **24** (6): 369–376.

Ebert, G., & Rennwald, E. (1991): Die Schmetterlinge Baden-Württembergs. Band **1:** Tagfalter I. — Stuttgart (E. Ulmer), 552 S.

Ehrendorfer, F (Hrsg.) (1973): Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. — Stuttgart (G. Fischer), xii + 318 S.

Ellenberg, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Aufl. — Stuttgart (E. Ulmer), 1095 S.

Fartmann, T., & Hermann, G. (2006): Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa — von den Anfängen bis heute. (*In:* Fartmann, T., & Hermann, G. [Hrsg.], Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa.) — Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde, Münster, **68** (3/4): 11–57.

Feldmann, R., Reinhardt, R., & Settele, J. (1999): Bestimmung und Kurzcharakterisierung der außeralpinen Tagfalter Deutschlands. — S. 247–418 *in:* Settele, J., Feldmann, R., & Reinhardt, R. [Hrsg.], Die Tagfalter Deutschlands — Ein Handbuch für Freilandökologen, Umweltplaner und Naturschützer. — Stuttgart (Eugen Ulmer), 452 S.

Fletcher, L. E., Yack, J. E., Fitzgerald, T. D., & Hoy, R. R. (2006): Vibrational communication in the cherry leaf roller caterpillar *Caloptilia serotinella* (Gracillarioidea: Gracillariidae). — Journal of Insect Behavior, Dordrecht, **19** (1): 1–18.

Floraweb, Datenbank des Bundesamtes für Naturschutz (Datenstand 12/2006). — URL: www.floraweb.de/pflanzenarten (zuletzt besucht: 12. xi. 2013).

Forster, W., & Wohlfahrt, T. A. (1955): Die Schmetterlinge Mitteleuropas. Bd. **2,** Tagfalter. Diurna (Rhopalocera und Hesperiidae) — Stuttgart (Franckh), viii + 126 S. + 28 Taf.

Friedrich, E. (1975): Handbuch der Schmetterlingszucht. Europäische Arten. — Stuttgart (Kosmos & Franckh), 186 S. + 18 Taf.

—— (1977): Die Schillerfalter. (Neue Brehm-Bücherei.) — Lutherstadt Wittenberg (A. Ziemsen), 112 S.

Fung, S.-Y., & Herrebout, W. M. (1987): Coumarins in *Prunus mahaleb* and its herbivore, the small ermine moth *Yponomeuta mahalebellus*. — Journal of Chemical Ecology, Berlin, Heidelberg etc., **13** (10): 2041–2047.

Geier, T. (1995): Neuere Beobachtungen zu gefährdeten und bemerkenswerten Lepidopteren im Gebiet des Rheingaus. — Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, N.F. **15** (4): 439–469.

Hasselbach, W., & Schulte, T. (2007): Segelfalter — *Iphiclides podalirius* (Linnaeus, 1758). — S. 123–127 *in:* Schulte, T., Eller, O., Niehius, M., & Rennwald, E. (Hrsg.), Die Tagfalter der Pfalz, Band **1.** — Fauna und Flora in Rheinland-Pfalz, Landau, Beiheft **36:** 592 S.

Kinkler, H. (unter Mitarbeit von Bettag, E., Hasselbach, W., Hürter, H.-A., Kinkler, R., & Knoblauch, J.) (1991): Der Segelfalter (*Iphiclides podalirius* L.) in Rheinland-Pfalz — ein Artenschutzprojekt. — Beiträge Landespflege Rheinland-Pfalz, Oppenheim, **14:** 7–94.

Landeck, I., Wiesner, T., & Heinzel, K.-U. (2000): Eine neue Raupennahrungspflanze des Segelfalters (*Iphiclides podalirius* L.) (Lep., Papilionidae) — die Spätblühende Traubenkirsche (*Padus serotina* Ehrh.). — Entomologische Nachrichten und Berichte, Dresden, **44** (3): 183–187.

Messlinger, U., & Bolz, R. (2013): Segelfalter, *Iphiclides podalirius* (Linnaeus, 1758). — S. 129–131 *in:* Bräu, M., Bolz, R., Kolbeck, H., Nunner, A., Voith, J., & Wolf, W. (Bearbeiter) [Arbeitsgemeinschaft Bayerischer Entomologen e.V. & Bayerisches Landesamt für Umwelt (Hrsg.)], Tagfalter in Bayern. — Stuttgart (Eugen Ulmer), 781 S.

Pähler, R., & Dudler, H. (2010): Die Schmetterlingsfauna von Ostwestfalen-Lippe. Bd. **1.** — Verl (Eigenverlag R. Pähler), 608 S.

Patton, C. A., Ranney, T. G., Burton, J. D., & Walgenbach, J. F. (1997): Natural pest resistance of *Prunus* taxa to feeding by adult japaneese beetles: Role of endogenous allelochemicals in host plant resistance. — Journal of the American Society of Horticultural Science, Alexandria (VA), **122** (5): 668–672.

Rebel, H. (1910): Fr. Berge's Schmetterlingsbuch, nach dem gegenwärtigen Stande der Lepidopterologie neu bearbeitet und herausgegeben, 9. Aufl. — Stuttgart (E. Schweizerbart), vi + A 114 + 509 S. + 52 Taf.

Reinhard, R., Sbieschne, H., Settele, J., Fischer, U., & Fiedler, G. (2007): Tagfalter von Sachsen. — *In:* Klausnitzer, B., & Reinhard, R. (Hrsg.), Beiträge zur Insektenfauna Sachsens. Bd. **6.** — Entomologische Nachrichten und Berichte, Dresden, **Beiheft 11,** 696 S.

Sanetra, M., & Peuker, W. (1993): Über die Zucht des Erdbeerbaumfalters *Charaxes jasius* (Linnaeus 1767) (Lepidoptera: Nymphalidae). — Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo, Frankfurt am Main, N.F. **13** (4): 507–529.

SBN (= Schweizerischer Bund für Naturschutz) (Hrsg.) (1987): Tagfalter und ihre Lebensräume. Arten — Gefährdung — Schutz. — Egg (Fotorotar), 516 S.

Scott, J. L., Matheson, S. M., & Yack J. E. (2010): Variation on a theme: Vibrational signalling in caterpillars of the rose hook-tip moth, *Oreta rosea*. — Journal of Insect Science, Tucson, Madison, 10 (54); online: insectscience.org/10.54.

——, & Yack, J. E. (2012): Vibratory territorial signals in caterpillars of the poplar lutestring, *Tethea or* (Lepidoptera: Drepanidae). — European Journal of Entomology, Budějovice, **109** (3): 411–417.

Senghas, K., & Seybold, S. [Bearb.] (1996): Schmeil-Fitschen, Flora von Deutschland und angrenzender Länder. 90. Aufl. — Wiesbaden (Quelle & Mayer), x + 806 S.

Seufert, W. (1992 [unveröff.]): Gutachten zur Tagfalterfauna des Karlstädter Raumes. — Unveröff. Gutachten für die Obere Naturschutzbehörde in Würzburg (nicht im Original von uns eingesehen; Angaben zitiert nach Steiner et al. 2007).

Shaw, M. R., Stefanescu, C., & Van Nouhuys, S. (2009): Parasitoids of European butterflies. — S. 130–156 *in:* Settele, J., Shreeve, T., Konvička, M., & Van Dyck, H. (Hrsg..), Ecology of butterflies in Europe, Cambridge (Cambridge University Pr.), XII + 513 S.

Steiner, R., & Hermann, G. (2009): Ökologie einer aussterbenden Population des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (Linnaeus, 1758) im Heckengäu (Baden-Württemberg, Obere Gäue). — Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Baden-Württemberg, Stuttgart, **165** (1): 241–285.

——, ——, & Settele, J. (2007): Ökologie einer aussterbenden Population des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (Linnaeus, 1758). — Invertebrate Ecology and Conservation Monographs Bd. **1.** — Sofia, Moskau (Pensoft Publ.), 171 S.

Thust, R., Kuna, G., & Rommel, R.-P. (2006): Die Tagfalter Thüringens. Zustand in den Jahren 1991–2002. — Naturschutzreport **23,** Jena (Thüringer Landesanstalt für Umwelt und Geologie), 199 S.

Tolman, T., & Lewington, R. (1997): Butterflies of Britain and Europe (Collins Field Guides). — London etc. (Harper Collins), 320 S.

Weidemann, H. J. (1982): Zum Verhalten nordbayrischer Populationen des Segelfalters (*Iphiclides podalirius*), unter besonderer Berücksichtigung des Eiablageverhaltens schwalbenschwanzartiger Falter. — Entomologische Zeitschrift, Stuttgart, **92** (6): 65–76.

—— (1986): Tagfalter, Entwicklung — Lebensweise. Bd. **1.** JNN-Naturführer. — Melsungen (Neumann-Neudamm), 282 S.

Wenzel, G. (1952): Neues von *Papilio podalirius* L. und seiner Raupe. — Entomologische Zeitschrift, Stuttgart, **62** (6): 44–46.

Weyh, R. (1981): Beiträge zur Biologie des Segelfalters *Iphiclides podalirius* L., unter besonderer Berücksichtigung der ersten Stände (Lep.: Papilionidae). — Entomologische Zeitschrift, Stuttgart, **91** (21): 233–239.

——, & Maschwitz, U. (1982): Individual trail marking by larvae of the scarce swallowtail *Iphiclides podalirius* L. (Lepidoptera; Papilionidae). — Oecologia, Berlin, Heidelberg etc., **52** (3): 415–416.

Yack, J. E., Smith, M. L., & Weatherhead, P. J. (2001): Caterpillar talk: Acoustically mediated territoriality in larval Lepidoptera. — Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America (PNAS), Washington (D.C.), **98** (20): 11371–11375.

Eingang: 2. xii. 2013

 ISSN 0723-9912